

韩晓霞,姚志文,魏洪义. 硒的毒性生物学研究进展[J]. 江苏农业科学,2016,44(12):24-28.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2016.12.006

硒的毒性生物学研究进展

韩晓霞,姚志文,魏洪义

(江西农业大学农学院,江西南昌 330045)

摘要:随着硒(Se)的开发利用,其营养价值已得到广泛认同。硒为生物生长所需要的微量元素,补硒可以提高生物体免疫力、抗氧化力、生殖力并促进生物体的生长发育,但是受限于硒较窄的营养与毒性的界限,过量补硒反而对生物不利,严重则会导致硒中毒甚至死亡。目前,硒的研究热点集中于营养价值的开发,其潜在的毒性容易被忽略。本文综述了硒对植物、昆虫、哺乳动物以及人类的毒性机制、中毒症状,分析相应的耐硒能力等,并提出当前硒研究的问题和难点以及今后努力的方向,以期全面认识硒并对其进行评估。

关键词:硒;微量元素;营养价值;毒性;安全范围

中图分类号: S143.7⁺1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2016)12-0024-05

硒(Se)是生物所必需的一种微量营养元素,具有多种生物学功能,被称为生命的保护剂。但是,生物体不能合成硒^[1],也不能长期储存硒,只能靠从外界不断获取来补充机体所需。由于硒的生物学特性与其浓度有关,因此不能盲目补硒,硒的最佳浓度和致死浓度之间有一个非常狭窄的安全限度,摄入过量硒后会引起中毒或诱发突变^[2]。近几十年来,随着部分地区硒在工业生产中的使用,环境中产生了大量含硒化合物,使硒成为这些地区一个潜在的环境污染因素^[3]。过量的硒通过土壤和水质对植物产生毒害,继而通过食物链对自然界其他生物产生毒害作用,因此,硒的毒性研究应该引起高度重视。本文主要综述硒对植物、昆虫、禽、畜、哺乳动物和人类的毒性影响,以期揭示硒的毒性机制,为硒资源的合理利用和生态风险评价提供理论依据。

1 硒与植物

1.1 植物对硒的吸收与积累

根据植物积累硒的能力不同,可以将植物分为聚硒植物、非聚硒植物和富硫且高硒的植物^[4]。聚硒植物通常可以积累超过 1 000 $\mu\text{g/g}$ 的硒而在高硒土壤中生长,是高硒地区的

象征,因此一些植物常被称为硒指示植物^[5],如黄芪属(*Astragalus* Linn.)、紫菀属(*Aster*)、紫云英属(*Astragalus* (Fabaceae))和十字花科[Cruciferae (Brassicaceae)]植物等;非聚硒植物对硒的积蓄在很大程度上与植物生长周期有关^[6],植物体内含硒量通常不超过 30 $\mu\text{g/g}$,如大多数生长周期较短的蔬菜、粮食作物和水果等;第 3 类植物含有大量的硫,在正常土壤中生长时会积累较多的硒^[4]。以干物质质量计,根茎、鳞茎类作物的硒浓度最高,其次是大田作物,然后依次是叶菜类、籽菜类、蔬果类、树果类^[7]。其中大田作物积累硒的能力排序为十字花科>黑麦草>豆类>谷类^[8]。在谷类作物中,以小麦对硒的积累量最多,作为全球性粮食作物,小麦与硒的研究热点也日益高涨。

1.2 硒对植物的毒害作用

高浓度的硒能够给大部分硒敏感植物带来不利影响^[9-10]。普遍认为,在同等浓度下,硒能够促进聚硒植物的生长,但对非聚硒植物则有毒害作用^[11],因此不同植物适应硒浓度的差异较大,而对于同种植物,植株的营养或毒性则由施硒浓度决定。在通常情况下,低浓度施硒或适量施硒对植物的生长发育有利,而高浓度施硒或过量施硒后,过多的硒代半胱氨酸代替半胱氨酸来参与蛋白质的合成^[12],反而对植物产生毒害作用^[13]。

首先,过量硒能够降低植物自身抵抗力。例如,台培东等报道,硒溶液浓度超过 1.0 mmol/L,会导致植物抗逆境反应物质脱落酸(abscisic acid,简称 ABA)含量的下降,植物出现毒害症状^[11]。植物对于不良的外界环境有自身的调节和适应能力,一个非常重要的指标就是植物体内 ABA 含量的增加,而过量硒能够降低 ABA 含量,说明过量硒已超出了植物

analysis reveals that *Verticillium dahliae* toxin induces cell death by modifying the synthesis of host proteins[J]. Journal of General Plant Pathology,2013,79(5):335-345.

[20]谢成建. 棉花在黄萎病菌侵染早期的蛋白质组及表达谱分析[D]. 重庆:西南大学,2011.

[21]高巍. 棉花响应黄萎病菌分子机制的蛋白质组学研究及 HDTF1 基因的功能鉴定[D]. 武汉:华中农业大学,2014.

[22]Coulmans J,Poljak A,Rafty M J,et al. Analysis of cotton(*Gossypium hirsutum*) root proteomes during a compatible interaction with the black root rot fungus *thielaviopsis basicola*[J]. Proteomics,2009,9(2):335-349.

[23]Meng Y Y,Liu F,Pang C Y,et al. Label-Free quantitative proteomics analysis of cotton leaf response to nitric oxide[J]. Journal of Proteome Research,2011,10(12):5416-5432.

的耐受范围,甚至影响到植物自身的调节机能,从而抑制了植物抵抗外界不利因子的能力。

其次,过量硒能够降低植物抗氧化活性。衰老自由基学说是目前国际上公认的一种氧化理论,认为由活性氧引发的自由基可以直接攻击膜脂质并导致不饱和脂肪酸的过氧化作用^[14],促进植株的凋谢,因此适当补充外源性抗氧化剂能够提高植株的抗氧化活性。目前已证实,谷胱甘肽过氧化物酶(简称 GSH-Px)存在于高等植物中,是植物抗氧化及抗衰老的保护性酶之一^[15]。硒为 GSH-Px 的组分之一,适量补硒可以提高植物抗氧化能力。李登超等通过测定硒对菠菜(*Spinacia oleracea* L.)、白菜(*Brassic. campestris* ssp. *chinensis* L.)植株的抗氧化活性发现,植株的抗氧化活性与营养液中硒的浓度存在剂量关系,适量硒(菠菜<0.1 mg/L、小白菜<1.0 mg/L)可提高植株清除自由基的能力,提高抗氧化活性,但是随着硒浓度的升高,植株抗氧化活性逐渐下降,甚至表现出抑制作用^[16]。原因是在较低浓度下,硒能提高植株体内抗氧化酶活性和硒蛋白、硒多糖等还原性物质的含量,从而提高植株抗氧化能力。过量硒进入植株后,植物自身的保护酶系统遭到破坏,还原性物质的含量降低,导致植物自身清除自由基的能力减弱,从而抑制了植株的抗氧化能力。Sharma 等也发现,生长在高硒土中的水稻抗氧化酶和氧化产物丙二醛(简称 MDA)含量升高,间接证实硒能干扰植物的抗氧化能力^[17]。

再次,过量硒能够抑制植物的生长。台培东等报道,硒溶液浓度超过 0.1 mg/L 时,会抑制黄瓜(*Cucumis sativus*)、小麦(*Triticum aestivum* L.)的生长,甚至导致它们中毒死亡^[11]; Sharma 等报道,硒能延缓水稻的生长发育并延迟开花时间^[17];林匡飞等研究表明,当浓度超过 5 mg/L 时,硒对小麦种子活力、 α -淀粉酶活性及幼苗和根的生长具有胁迫效应,硒浓度为 40 mg/L 时,对种子活力、发芽率、幼苗和根的生长等均有严重的抑制作用,且抑制作用随着硒浓度的升高而增强^[3]。实际上,过量硒抑制植株的生长与硒降低植株抵抗力、抗氧化活性有直接关系,植物需要有完善的抵抗外界不良因子的能力和抗氧化活力才能维持自身正常的生长发育,当这两者受到不同程度破坏后,植物的生长发育自然会随之受到影响。

由此可见,硒对植物的影响与其所处生长环境的硒浓度密切相关。

2 硒与昆虫

2.1 昆虫种类

过量硒进入昆虫体内后,不同昆虫的处理方式不同。硒忍受能力较强的昆虫[以小菜蛾(*Plutella xylostella* L.)为代表],它们将硒集中于后肠中^[18],作为隔离与硒解毒的场所;而硒忍受能力较差的昆虫[以黄粉虫(*Tenebrio molitor* L.)为代表],则是集中于马氏管中^[19]。前类昆虫的硒解毒方式在于能将硒甲基化为硒化物,防止硒与机体内的蛋白质结合参与调节,这种解毒机制与聚硒植物类似。第 3 种昆虫的解毒方式在寄生蜂缘腹绒茧蜂(*Cotesia marginiventris*)中发现,它们可以通过甲基化和挥发硒的方式解除过量的硒^[20]。

2.2 硒的添加形式

硒的添加形式分有机硒、无机硒 2 种,有机硒主要有硒醇母、硒蛋白等,无机硒则为硒酸盐、亚硒酸盐等。饲料中有机硒的生物利用率比无机硒高,因此通常选择有机硒作为饮食中的添加形式^[21],但对于昆虫来说,最佳的补硒形态至今还未有定论。Trumble 等曾选择寄主植物种类众多的甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua* Hübner)为对象,通过添加不同浓度的硒,试图研究硒的添加形式对昆虫的影响,结果发现各种形式的硒对甜菜夜蛾均会产生影响但程度不同,亚硒酸钠的毒性最强,硒酸钠、硒代甲硫氨酸的毒性最弱^[22];Hladun 等也发现,硒酸盐对蜜蜂的毒性高于硒代甲硫氨酸^[23]。但不同昆虫对不同种硒化物的毒性适应不同,硒代蛋氨酸对甜菜夜蛾的毒性与硒酸盐相同^[22],但对烟芽夜蛾(*Heliothis virescens*)、蛆蝇异蚤蝇(*Megaselia scalaris* Loew)的毒性高于硒酸盐^[24-25]。因此可以证实,硒对昆虫的影响与其他生物^[26-28]一致,会因硒的添加形式不同而不同。

2.3 硒对昆虫免疫力的影响

昆虫需要不断地抵抗由内在、外在因素形成的活性氧,这种活性氧来源于昆虫自身的应激反应和寄主植物抵抗植食性昆虫侵害时植物自身的抗氧化免疫系统对此作出应答时形成的化感物质^[29]。昆虫自身拥有复杂的抗氧化体系来抵抗活性氧的侵害,这一体系需要借助于抗氧化酶[如谷胱甘肽过氧化物酶(简称 GPX)、过氧化氢酶(简称 CAT)、超氧化物歧化酶(简称 SOD)等]来完成^[30]。如 GPX 能减少机体内的 H₂O₂ 和氢过氧化物,从而清除组织和细胞膜中的氧自由基^[31],帮助机体提高抗氧化力、免疫力。硒是 GPX 的重要组成部分,因此能够参与 GPX 的抗氧化防御体系,从而保护细胞免受机体内新陈代谢产生的氧化自由基损害^[32]。早在 1994 年,硒就被认为是人类和动物体内非常重要的抗氧化剂^[33],是许多参与应激反应的含硒酶的辅助因子,有助于生物体保持抗菌、抗病毒的强大防御体系^[34]。但是高浓度的硒进入机体后,由于它与硫相似,容易取代氨基酸中的硫造成蛋白质表达的紊乱继而引发蛋白质、酶的失活,导致生物体硒中毒^[26,35]。因此,硒对昆虫免疫力的有益影响需要控制在较适宜的浓度范围内。

2.4 硒对昆虫生长发育的影响

昆虫在世代更替、逐步进化过程中形成了其内在的发育策略,当遇到外界不利条件如温度、食物、光周期和纬度等的变化时,自身的生长发育、抗寒力、体质量和体型也会随之发生调整^[36]。硒过量对昆虫的毒性影响最直观地体现在对昆虫的生长发育的影响。烟芽夜蛾幼虫取食硒后,幼虫化蛹、成虫羽化的时间和死亡率随硒浓度的增大而增加,当取食高浓度硒(60、125 mg/kg)后,生长速率明显降低^[37];硒浓度超过 25 mg/kg 后,能够抑制粉纹夜蛾[*Trichoplusia ni*(Hübner)]的生长发育^[38]。Vickerman 等发现,高剂量的硒可以显著延长甜菜夜蛾的发育历期,降低幼虫的相对生长指数^[39]。昆虫对不同浓度硒的感受程度不同^[39],饲喂 4 μ g/g 硒酸钠后,米蛾(*Corcyra cephalonica* Stainton)体质量下降 30%,而饲喂浓度为 2 μ g/g 硒酸钠时,米蛾的体质量反而会增加^[40];类似地,对杂拟谷盗(*Tribolium confusum* Duval)幼虫饲喂不同浓度(2 500、5 000、10 000 μ g/g)含亚硒酸钠的酪蛋白后,发育速率与对照相比均降低,死亡率分别达到 20%、50%、100%^[41]。

遗憾的是,目前国内关于硒对昆虫的研究较少,仅有杨明禄等研究发现,饲料中一定浓度的硒能够影响黄粉虫的发育速率,当硒含量过高时,其幼虫的增质量速率明显降低,幼虫取食量、特定生长率与硒浓度呈负相关,与死亡率呈正相关^[42-43]。

2.5 硒毒性的食物链传递

昆虫的硒中毒不仅仅局限于直接添加产生,由于昆虫的种群巨大,自然界中食草昆虫的种类繁多,当第 1 营养级植物受到硒的毒性迫害后,通过食物链的传播,这种毒性很有可能传递至第 2 营养级食草昆虫,甚至处于第 3 营养级的寄生性天敌也会受到影响。如 Vickerman 等对寄主植物进行硒毒性处理后观察它们对 3 个不同营养级[寄主植物苜蓿(*Medicago sativa* L.)、寄主昆虫甜菜夜蛾和寄生蜂(*C. marginiventris*)]的影响,发现寄生蜂的化蛹时间显著推迟,蛹质量和成蜂寿命也减少了^[20]。然而,Butler 等也做了类似试验,并同步观察了 3 种不同温度条件对寄生蜂(*C. marginiventris*)的影响,结果发现高温(恒温 33 ℃)条件下,寄生蜂不能正常生长发育,可见温度对寄生蜂的影响很大,但硒对寄生蜂并没有产生影响^[44]。究其原因,可能是 2 组试验添加的硒浓度不同,前者添加的硒浓度较高,已对寄主植物产生毒性,而后者添加的硒浓度较低,硒虽仍能从寄主昆虫传递至寄生蜂,但并未对寄生蜂产生影响。

当然,生长在富硒环境中的植物对植食性害虫也会有影响。最为突出的是聚硒植物,它们即便处于低硒土壤中也能积累较多的硒,但自身却不表现出任何中毒症状^[45]。例如,生长在富硒环境中的寄主植物印度芥菜(*Brassica juncea*)受粉纹夜蛾幼虫和菜粉蝶(*Pieris rapae* L.)幼虫的危害降低^[46-47]。聚硒植物的这种超聚硒能力机制被认为是硒代半胱氨酸被一种甲基转移酶甲基化,防止非特异性硒代半胱氨酸并入蛋白质参与机体调节^[48-49],因此导致植食性昆虫对富硒植物的“厌倦”而降低危害。有趣的是,在非聚硒植物中也有类似的发现,如滨藜(*Atriplex*)生长过程中灌溉硒溶液能够增强抵抗甜菜夜蛾危害的能力^[50]。

类似研究发现,取食硒的昆虫能够对捕食性天敌产生干扰。如,Vickerman 等发现,甜菜夜蛾幼虫饲料中补充 2 种高浓度的硒后,能够降低捕食天敌斑腹刺螯蟥(*Podisus maculiventris* Say)的成虫存活率和发育速率并显著延长 3、4、5 龄幼虫的发育历期^[51]。

由此可见,高浓度的硒相当于植食性昆虫的饮食抑制剂^[47,52],能够抑制植食性昆虫的生长发育。值得注意的是,Shelby 等发现,高浓度硒在抑制烟芽夜蛾发育的同时却提高了其病毒抵抗力^[37]。这很有可能是昆虫应对外来不利刺激的一种表现,是动态平衡被破坏后表现出的一种补偿机制的适应性反应^[53-54]。从高浓度硒能将毒性传递至捕食性天敌来看,采用农艺做法(叶面施硒肥)使植物富硒的方式实际上很可能提高了植食性害虫的抗生物防治制剂的能力,而不利于捕食性天敌和拟寄生物。

3 硒对禽、畜及其他哺乳动物的影响

动物的硒中毒分为急性硒中毒和慢性硒中毒^[55],通常硒对动物的营养范围为 0.1 ~ 2.0 mg/kg,达到 3 ~ 10 mg/kg 时将引起慢性中毒,超过 10 mg/kg 后会引起急性中毒以致突然

死亡,这种关系就是著名的 Wenberg 效应——微量元素的最佳营养曲线^[56]。动物硒中毒的发病原因主要是摄入了含硒量过高的饲料,大量硒进入机体后,在肝脏和红细胞中还原并甲基化,当硒的含量超过机体自身的解毒能力时,大量硒以未解毒形式留存于体内,而硒与硫的性质相似,在动物体内存在竞争关系,过量的硒摄入后,能够取代含硫化物中的硫而成为硒代甲硫氨酸、硒代半胱氨酸,从而抑制巯基酶的活性,阻碍体内的生化反应,并导致组织器官受损。因此,硒的过量摄入会对动物的正常生理功能产生不利的影响。例如,高浓度硒能够抑制免疫组织的生长,对机体产生免疫抑制。Spallholz 等曾用高浓度(17 ~ 42 mg/kg)硒补给乳鼠后发现硒能够抑制免疫球蛋白(IgM)的合成并降低空斑形成细胞(PFC)值^[57];另有报道表明,随着硒在绵羊体内的不断累积,血硒含量一旦达到中毒剂量后,绵羊的体液免疫功能下降,B 淋巴细胞和 γ 球蛋白量即减少^[58]。硒对动物免疫功能的影响是多方面的和复杂的,其作用机制尚未完全明了。此外,高浓度硒还能够降低动物繁殖能力、抑制生长发育、引起动物的多处组织器官不良反应甚至导致动物死亡。Wang 等发现,高剂量的硒能够干扰小鼠精子能量代谢,使精子因供能不足而活力下降^[59];韩玉等通过研究高硒亚急性中毒对雌鼠的影响发现,高硒能够抑制小鼠的生长发育并降低卵巢指数^[60]。

4 硒与人体健康

随着硒资源的开发利用,补硒已经成为一种流行趋势,但随之而来的人类补硒的最大安全摄入量成为亟待解决的安全问题,因为硒的过量摄入同样会导致人体硒中毒。如 1959—1964 年湖北恩施地区暴发脱发脱甲症,最严重的村庄发病率高达 82.6%^[61],经测定后发现该地出产的玉米中硒含量高达 23 ~ 43 $\mu\text{g/g}$,已超过人体最佳补硒浓度;1980 年陕西紫阳县石煤含硒量高达 5.66 ~ 32 mg/kg,也发生了人畜的硒中毒^[62],由此发现湖北恩施、陕西紫阳是世界上 2 个典型的高硒地区。但是由于人类群体的特殊性,硒最大安全摄入量的测定较为困难,如 Reid 等发现癌症病人连续 12 个月摄入 1 600 $\mu\text{g/d}$ 的富硒酵母后没有明显的中毒症状,但摄入 3 200 $\mu\text{g/d}$ 后就表现出中毒现象^[63],此试验在发现硒对人体的中毒效应后就没有继续进行。但早在我国高硒地区发病时,杨光圻工作组对病区硒中毒病人的临床症状进行了细致的观察分析,按各种中毒症状的严重程度将病区病人划分为不同的病变阶段,并测定了病人的血硒、血浆硒、尿硒以及环境硒,成为迄今最详尽的人体硒中毒和内外硒环境的科学资料^[64]。

5 小结与展望

硒最初被发现时仅局限于对其毒性认识,后期逐渐挖掘到其营养价值,人们开始热衷于开发富硒产品为人类所用。但是由于硒的二重性,盲目补硒同样会引起毒性反应。因此,硒的毒性机制再次成为学者们探索的热门话题,尤其是硒对不同生物的营养与毒性的安全界限。硒是生物生长发育所需的微量元素,缺硒会降低硒蛋白的表达量并影响其生物学功能的发挥,但过量补硒同样会引发生物的多种不良病变反应。生物需要达到适宜的硒营养状态,以保持生物体内正常的硒

平衡状态,才能充分发挥硒的营养生物学效应。但是目前我们对硒元素的研究仅仅停留在表层认知,对硒的研究还存在很多问题和难点,很多人对硒的认知还存在很多误区:其一是不同生物对硒的营养与毒性用量的把握还不够精准,并不是补硒量越大越好,过量的硒反而会对生物产生毒害作用;其二是没有充分利用好高硒地区的优势,转害为利,对于高硒地区植物、动物、人类的探索性研究还不够。因此建议,今后应围绕硒对不同生物营养与毒性的作用机制、硒蛋白的表达、硒对不同生物的营养与毒性剂量的准确定位以及高硒地区方面进行深入研究,趋利避害,根据不同生物对硒作出的反馈症状,有针对性地探索硒的生物学价值。

值得注意的是,我国的硒营养研究曾经非常辉煌,甚至走在国际前沿,但是目前与哺乳动物相比,我国在昆虫方面的研究与国际水平相去甚远,主要原因之一在于我国对利用微量元素硒调节生态系统平衡的意识不够强烈。昆虫作为地球上数量最多的动物群体,在硒的食物链传递中起着至关重要的作用,且已证实富硒植物能够降低食草昆虫的危害,但适量补充硒又能够提高昆虫的繁殖能力,第 1 营养级植物吸收中毒剂量的硒后能够将毒性传递至第 3 营养级,这其中我们对于硒补充量的把握还不够明确,怎样合理分配补硒量还不够精准,选择哪类植物品种的研究还不够深入。因此,在这一食物链的研究中,笔者建议可围绕硒对植物、食草昆虫、捕食性天敌的生物学影响等方面进行深入研究,利用硒对植物-害虫-天敌之间的协同进化影响,采用生物防治技术合理利用硒来维持自然生态系统的平衡,最终实现害虫的可持续控制。

参考文献:

- [1] 李 军,张忠诚. 微量元素硒与人体健康[J]. 微量元素与健康研究,2011,28(5):59-63.
- [2] 王广珠,牛作霞. 微量元素硒的毒性研究进展[J]. 西北药学杂志,2010,25(3):237-238.
- [3] 林国飞,徐小清,郑 利,等. Se 对小麦种子发芽与根伸长抑制的生态毒理效应[J]. 农业环境科学学报,2004,23(5):885-889.
- [4] Jacobs L W. Selenium in agriculture and the environment[J]. Soil Science,1984,11(149):37-65.
- [5] 张 驰,吴永尧,彭振坤. 植物硒的研究进展[J]. 湖北民族学院学报:自然科学版,2002,20(3):58-62.
- [6] 吴 军,刘秀芳,徐汉生. 硒在植物生命活动中的作用[J]. 植物生理学通讯,1999,35(5):417-423.
- [7] Mikkelsen R L,Page A L,Bingham F T. Factors affecting selenium accumulation by agricultural crops[J]. Selenium in Agriculture and the Environment,1989(23):65-94.
- [8] Hamilton J W,Beath O A. Selenium in vegetables, amount and chemical form of selenium in vegetable plants[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry,1964,12(4):371-374.
- [9] Geoffroy L,Gilbin R,Simon O,et al. Effect of selenate on growth and photosynthesis of *Chlamydomonas reinhardtii*[J]. Aquatic Toxicology,2007,83(2):149-158.
- [10] Yi H L,Si L Y. *Vicia* root - micronucleus and sister chromatid exchange assays on the genotoxicity of selenium compounds[J]. Environmental Research/Genetic Toxicology and Environment Mutagenesis,2007,630(1/2):92-96.
- [11] 台培东,李培军. 硒对植物的毒害作用[J]. 农业环境保护,2002,21(6):496-498.
- [12] 杨玉雪,杨兰芳. 土壤硒对植物生长影响研究进展[J]. 耕作与栽培,2014(2):50-52.
- [13] 后 丹. 魔芋对硒的生理响应和硒对种子萌发与土壤酶活性的影响[D]. 武汉:湖北大学,2012:5.
- [14] Halliwell B,Gutteridge J C. Free radicals in biology and medicine [M]. New York:Oxford University Press,1999.
- [15] 侯少范,薛泰麟,谭见安. 高等植物中的谷胱甘肽过氧化物酶及其功能[J]. 科学通报,1994,39(6):553-556.
- [16] 李登超,朱祝军,韩秋敏,等. 硒对菠菜、小白菜生长及抗氧化活性的研究[J]. 上海交通大学学报:农业科学版,2003,21(1):5-8.
- [17] Sharma S,Goyal R,Sadana U S. Selenium accumulation and antioxidant status of rice plants grown on seleniferous soil from northwestern India[J]. Rice Science,2014,21(6):327-334.
- [18] Freeman J L,Quinn C F,Marcus M A,et al. Selenium - tolerant diamondback moth disarms hyperaccumulator plant defense [J]. Current Biology,2006,16(22):2181-2192.
- [19] Hogan G R,Razniak H G. Selenium - induced mortality and tissue distribution studies in *Tenebrio molitor* (Coleoptera:Tenebrionidae) [J]. Environmental Entomology,1991,20(3):790-794.
- [20] Vickerman D B,Trumble J T,George G N,et al. Selenium biotransformations in an insect ecosystem:effects of insects on phytoremediation[J]. Environmental Science & Technology,2004,38(13):3581-3586.
- [21] Finley J W. Bioavailability of selenium from foods[J]. Nutrition Reviews,2006,64(3):146-151.
- [22] Trumble J T,Kund G S,White K K. Influence of form and quantity of selenium on the development and survival of an insect herbivore [J]. Environmental Pollution,1998,101(2):175-182.
- [23] Hladun K R,Smith B H,Mustard J A,et al. Selenium toxicity to honey bee (*Apis mellifera* L.) pollinators:effects on behaviors and survival[J]. PLoS One,2012,7(4):1-10.
- [24] Popham H J,Shelby K S. Effect of inorganic and organic forms of selenium supplementation on development of larval *Heliothis virescens* [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata,2007,125(2):171-178.
- [25] Jensen P D,Johnson L R,Trumble J T. Individual and joint actions of selenate and methylmercury on the development and survival of insect detritivore *megaelia scalaris* (Diptera:Phoridae) [J]. Archives of Environmental Contamination and Toxicology,2006,50(4):523-530.
- [26] Daniels L A. Selenium metabolism and bioavailability [J]. Biological Trace Element Research,1996,54(3):185-199.
- [27] Heinz G H,Pendleton G W,Krynitsky A J,et al. Selenium accumulation and elimination in mallards[J]. Archives of Environmental Contamination and Toxicology,1990,19(3):374-379.
- [28] Lemly A D. Assessing the toxic threat of selenium to fish and aquatic birds[J]. Environmental Monitoring and Assessment,1996,43(1):19-35.
- [29] Mittapalli O,Neal J J,Shukle R H. Antioxidant defense response in a galling insect [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,2007,104(6):1889-1894.
- [30] Barbehenn R V. Gut - based antioxidant enzymes in a polyphagous

- and a graminivorous grasshopper[J]. Journal of Chemical Ecology, 2002, 28(7): 1329–1347.
- [31] Maiorino M, Scapin M, Ursini F, et al. Distinct promoters determine alternative transcription of gpx-4 into phospholipid-hydroperoxide glutathione peroxidase variants[J]. Journal of Biological Chemistry, 2003, 278(36): 34286–34290.
- [32] Combs G F, Gray W P. Chemopreventive agents: selenium[J]. Pharmacology & Therapeutics, 1998, 79(3): 179–192.
- [33] Mayland H F. Selenium in plant and animal nutrition[M]. New York: Marcel-Dekker, 1994.
- [34] Beck M A, Handy J, Levander O A. Host nutritional status; the neglected virulence factor[J]. Trends in Microbiology, 2004, 12(9): 417–423.
- [35] Lemly A D. Pathology of selenium poisoning in fish[M]//Frankenberger W T Jr, Engberg R A. Environmental chemistry of selenium. New York: Marcel Dekker, 1998: 281–296.
- [36] Tauber C A, Tauber M J. Insect seasonal cycles: genetics and evolution[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1981, 12: 281–308.
- [37] Shelby K S, Popham H J. Increased plasma selenium levels correlate with elevated resistance of *Heliothis virescens* larvae against baculovirus infection[J]. Journal of Invertebrate Pathology, 2007, 95(2): 77–83.
- [38] Popham H J R, Shelby K S, Popham T W. Effect of dietary selenium supplementation on resistance to baculovirus infection[J]. Biological Control, 2005, 32(3): 419–426.
- [39] Vickerman D B, Young J K, Trumble J T. Effect of selenium-treated alfalfa on development, survival, feeding, and oviposition preferences of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. Environmental Entomology, 2002, 31(6): 953–959.
- [40] Lalitha K, Rani P, Narayanaswami V. Metabolic relevance of selenium in the insect *Coreyra cephalonica*; uptake of ^{75}Se and subcellular distribution[J]. Biological Trace Element Research, 1994, 41(3): 217–233.
- [41] Hogan G R, Cole B S. Survival of *Tribolium confusum* (Coleoptera: Tenebrionidae) in basal-casein medium supplemented with sodium selenite[J]. Environmental Entomology, 1988, 17(5): 770–777.
- [42] 杨明禄, 杨伟, 周祖基. 黄粉虫幼虫对硒的耐受性及富集能力[J]. 塔里木大学学报, 2005, 17(3): 5–7.
- [43] 高红莉, 周文宗, 张璐, 等. 黄粉虫幼虫对硒的生物积累[J]. 昆虫知识, 2007, 44(6): 886–890.
- [44] Butler C D, Trumble J T. Predicting population dynamics of the parasitoid *Cotesia marginiventris* (Hymenoptera: Braconidae) resulting from novel interactions of temperature and selenium[J]. Biocontrol Science and Technology, 2010, 20(4): 391–406.
- [45] Feist L J, Parker D R. Ecotypic variation in selenium accumulation among populations of *Stanleya pinnata*[J]. New Phytologist, 2001, 149(1): 61–69.
- [46] Bañuelos G S, Vickerman D B, Trumble J T, et al. Biotransfer possibilities of selenium from plants used in phytoremediation[J]. International Journal of Phytoremediation, 2002, 4(4): 315–329.
- [47] Brady H, Garifullina G F, Dawn L S, et al. Selenium accumulation protects *Brassica juncea* from invertebrate herbivory and fungal infection[J]. New Phytologist, 2003, 159(2): 461–469.
- [48] Persans M W, Salt D E. Possible molecular mechanisms involved in nickel, zinc and selenium hyperaccumulation in plants[J]. Biotechnology and Genetic Engineering Reviews, 2000, 17(17): 389–413.
- [49] Terry N, Zayed A M, De Souza M P, et al. Selenium in higher plants[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 2000, 51(1): 401–432.
- [50] Vickerman D B, Shannon M C, Bañuelos G S, et al. Evaluation of *atriplex* lines for selenium accumulation, salt tolerance and suitability for a key agricultural insect pest[J]. Environmental Pollution, 2002, 120(2): 463–473.
- [51] Vickerman D B, Trumble J T. Biotransfer of selenium; effects on an insect predator, *Pdus maculiventris* [J]. Ecotoxicology, 2003, 12(6): 497–504.
- [52] Hanson B, Lindblom S D, Loeffler M L, et al. Selenium protects plants from phloem-feeding aphids due to both deterrence and toxicity[J]. New Phytologist, 2004, 162(3): 655–662.
- [53] Gintenreiter S, Ortel J, Nopp H J. Effects of different dietary levels of cadmium, lead, copper, and zinc on the vitality of the forest pest insect *Lymantria dispar* L. (Lymantriidae, Lepid) [J]. Archives of Environmental Contamination and Toxicology, 1993, 25(1): 62–66.
- [54] 张征田, 张虎成, 王庆林, 等. 取食加 Cd^{2+} 食物后拟水狼蛛发育历期、耐饥力和体内 Cd^{2+} 含量的变化[J]. 昆虫学报, 2011, 54(9): 997–1002.
- [55] 管延杰. 亚急性硒中毒对雄鼠生殖与免疫的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2012: 8–8.
- [56] 王强, 徐辉碧. 微量元素硒的毒性[J]. 生命的化学, 1994, 14(2): 34–35.
- [57] Spallholz J E, Martin J L, Gerlach M L, et al. Enhanced immunoglobulin M and immunoglobulin G antibody titers in mice fed selenium[J]. Infection and Immunity, 1973, 8(5): 841–842.
- [58] 李明克, 叶远森, 李学勤. 绵羊实验性硒过多症的研究[J]. 兽医大学学报, 1987, 7(2): 187–190.
- [59] Wang H L, Zhang J S, Yu H Q. Elemental Selenium at nano size possesses lower toxicity without compromising the fundamental effect on selenoenzymes; comparison with selenomethionine in mice[J]. Free Radical Biology & Medicine, 2007, 42(10): 1524–1533.
- [60] 韩玉, 侯振中. 亚硒酸钠对雌鼠生殖系统毒性作用的研究[J]. 中国兽医杂志, 2012, 48(7): 8–10.
- [61] 夏弈明. 中国人体硒营养研究回顾[J]. 营养学报, 2011, 33(4): 329–334.
- [62] 程静毅, 梅紫青. 陕西省紫阳县硒中毒区初步调查[J]. 陕西农业科学, 1980(6): 17–19.
- [63] Reid M E, Stratton M S, Lillico A J, et al. A report of high-dose selenium supplementation; response and toxicities[J]. Journal of Trace Elements in Medicine and Biology, 2004, 18(1): 69–74.
- [64] Yang G, Zhou R. Further observation on the human maximum safe dietary selenium intake in a seleniferous area of China[J]. Journal of Trace Elements and Electrolytes in Health and Disease, 1994, 8(3/4): 159–165.